

ARVICOLA

Tome V - n° 1-2



Société Française pour l'Etude et la
Protection des Mammifères

1993

L'ÉVOLUTION DES ÉQUIDÉS

Véra EISENMANN

U.R.A. 12 et 1415 du C.N.R.S., Laboratoire de Paléontologie du M.N.H.N.
8 rue Buffon, 75005 Paris, France

Introduction

L'histoire du Cheval et de sa famille, les Equidés, est relativement bien connue grâce à l'abondance des fossiles accumulés depuis l'Eocène, il y a environ 55 millions d'années (fig. 1), jusqu'à l'époque actuelle ou "Holocène". Il s'agit en général d'os ou de dents mais on peut aussi trouver, exceptionnellement il est vrai, des parties molles comme la peau ou l'estomac, comme à Messel (Allemagne), ou des empreintes de pas comme à Laetoli (Tanzanie - on sait que des *Hipparion* africains pouvaient aller l'amble, il y a 3,5 millions d'années...).

Beaucoup de renseignements peuvent être tirés des seuls os des membres et dents car ils font partie de structures d'importance vitale pour les animaux : les dents renseignent sur le mode d'alimentation, tandis que les os reflètent le mode de locomotion. Mais pour comprendre l'évolution, il faut aussi savoir où vivaient les animaux et à quels changements de l'environnement ils ont dû s'adapter. C'est l'ensemble de ces données qui permet de se représenter pourquoi et comment la famille du Cheval a évolué à partir d'un groupe de curieux petits animaux à allure de lévrier (fig. 2) pour aboutir au grand Cheval actuel et à ses cousins les Zèbres, les Anes et les Hémiones (fig. 3). On utilise souvent les noms d'"*Hyracotherium*" ou "*Eohippus*" pour les ancêtres supposés du Cheval ; en fait des études récentes semblent prouver qu'un autre genre, *Protorohippus*, est l'Equidé le plus primitif et que le fameux *Hyracotherium* n'est qu'un genre apparenté. Nous conserverons ici ce nom parce qu'il a l'avantage d'être bien connu, mais en le mettant entre guillemets pour rappeler les réticences actuelles sur cette question.

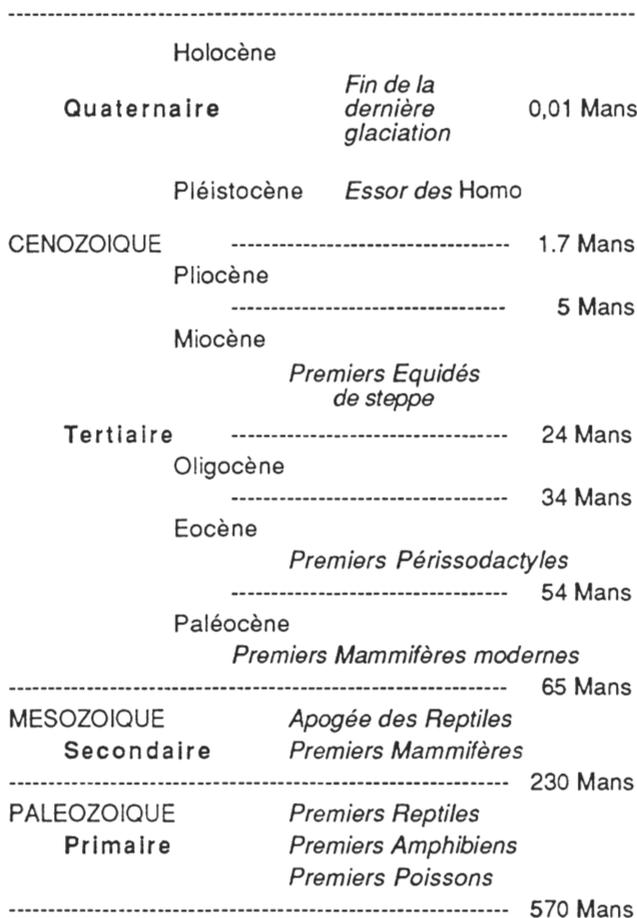


Fig. 1 : Echelle simplifiée des temps géologiques.

Des premiers Mammifères aux premiers Equidés

Les premiers Mammifères sont apparus il y a près de 200 millions d'années, alors que les Dinosaures étaient à leur apogée (fig. 1) ; ils ne ressemblaient pas beaucoup aux Mammifères actuels. L'extinction des Dinosaures a libéré vers la fin du Mésozoïque (Ere Secondaire) de nombreuses "niches écologiques" où se sont bientôt installés les Mammifères. Au Crétacé supérieur, on connaît déjà des Marsupiaux et des Placentaires mais c'est au Paléocène,

entre 65 et 54 millions d'années que commence la grande "radiation" des Mammifères.

La dentition et certains os des membres montrent que des Mammifères appartenant au groupe des Condylarthres sont à l'origine de l'Ordre des Périssodactyles représenté de nos jours par les Equidés, les Rhinocéros et les Tapirs (rappelons que cet Ordre est caractérisé par la "mésaxonie" : l'axe de chaque membre passe par le doigt médian). La transformation de l'appareil locomoteur est spectaculaire : les Condylarthres ont 5 doigts à la main et au pied, les Périssodactyles éocènes réduisent rapidement ces nombres à 4 et 3 respectivement. En outre, l'articulation de la cheville se modifie et les métatarsiens s'allongent. Dès cette époque, la morphologie dentaire permet de distinguer la branche qui mènera aux Rhinocéros et aux Tapirs et celle des futurs Chevaux : la disposition fondamentale des cinq tubercules sur les molaires supérieures se retrouve chez tous les Equidés et seulement chez eux, même si des changements importants interviennent par la suite.

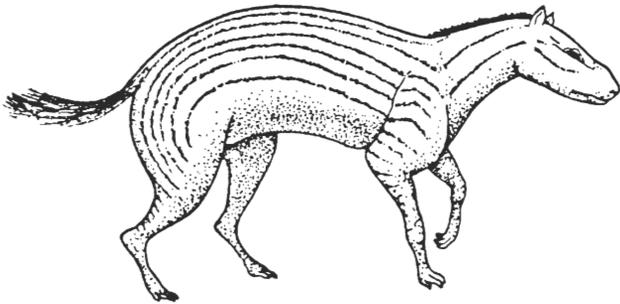


Fig. 2 : Equidé primitif (50 Millions d'années).

Les dents jugales : prémolaires et molaires

Chez le Cheval actuel (fig. 4), les dents jugales permanentes (3 prémolaires et 3 molaires par demi-mâchoire) ont des couronnes très hautes dont seule une petite partie est apparente ; la majeure partie est "en réserve", cachée dans l'os. Elle remplacera progressivement la partie émergée détruite par l'usure. Cette particularité qu'on appelle "hypsodontie" est une adaptation au broyage

d'aliments coriaces et abrasifs qui usent rapidement les dents des Equidés modernes.

L'hypsodontie n'a pas toujours été une caractéristique de la famille, c'est une spécialisation acquise. Les premiers Equidés sont, comme l'homme, "brachyodontes" : leurs dents jugales ont une couronne basse, entièrement sortie de la mâchoire dans laquelle elle est ancrée par des racines. La brachyodontie a été interprétée comme l'indice d'un régime alimentaire "tendre", à base de feuilles plutôt que d'herbes ; mais cette interprétation, quoique plausible, semblait devoir toujours rester hypothétique. Elle fut confirmée de façon éclatante lorsque le contenu gastrique miraculeusement conservé d'un Equidé de l'Eocène moyen fut découvert dans les schistes bitumineux de Messel. Son examen au microscope électronique a mis en évidence une structure typique de feuilles...

Des premiers Equidés au Cheval actuel, outre l'élévation de la couronne, on constate un accroissement de la taille des dents et des modifications de leurs faces occlusales (c'est-à-dire celles qui sont en contact entre elles quand la bouche est fermée). Les nombreux genres diffèrent par la forme et la disposition des tubercules d'émail de leurs dents jugales. On peut imaginer le développement de ces différences à partir des molaires supérieures fossiles connues. Chez "*Hyracotherium*" (fig.3.1), le modèle à cinq tubercules des dents d'*Equus* actuels est déjà en place. On assiste ensuite au développement de crêtes d'émail, unissant les tubercules, tendance qui se poursuit chez *Meshippus* (fig. 3.2). Ces dents à crêtes (ou "lophes") ont toujours des couronnes basses. Les dents jugales d'*Anchitherium* et d'*Hypotherium* (fig. 3.3, 3.4) ne diffèrent de celles de *Meshippus* que par leur plus grande taille. La structure lophodonte, que nous trouvons également chez le tapir, est bien adaptée à couper des tiges et des feuilles: les crêtes des dents supérieures et inférieures glissent les unes sur les autres comme des lames de couteaux.

Chez *Merychippus* (fig. 3.6), les molaires deviennent hypsodontes et l'espace entre les crêtes se remplit de ciment. La tendance à l'hypsodontie continue dans les lignées

("Hyracotherium") ; les prémolaires ont aussi gardé leur forme originelle, petite et triangulaire (on dit qu'elles ne se sont pas "molarisées"),

B. le deuxième est brachyodonte et lophodonte, avec des prémolaires molarisées (*Meshippus*, *Anchitherium*, *Hypohippus*),

C. le troisième comprend les formes hypsodontes avec ciment (*Merychippus*,

Hipparion, *Plihippus*, *Dinohippus*, *Equus*).

L'hypsodontie est une caractéristique adaptative nouvelle. Elle se manifeste nettement chez *Merychippus*, genre qui peut être placé dans l'ascendance directe du cheval actuel. Les formes brachyodontes lophodontes coexistent avec les formes hypsodontes pendant une partie du Miocène.

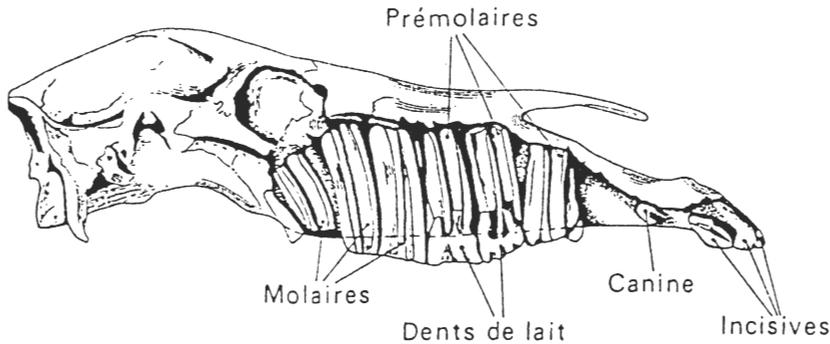


Fig. 4 : Crâne d'un cheval dont on a retiré l'os maxillaire pour montrer les dents jugales à haute couronne (hypsodontie). Celles-ci sont peu usées et on aperçoit encore les deux dents de lait postérieures, il s'agit donc d'un jeune individu.

L'appareil locomoteur

De même que les dents, le squelette des Equidés augmente de taille au cours du temps. En outre, le nombre de doigts se réduit à un seul chez *Equus*. La réduction du nombre de doigts est le plus souvent considérée comme une spécialisation et c'est pour cette raison qu'on qualifie une forme polydactyle comme "*Hyracotherium*" de "primitive". Mais "*Hyracotherium*" fut, tout comme *Equus*, un animal bien adapté à son milieu. Sa patte avant, avec 4 doigts et un coussinet plantaire comme celui du Tapir, était très souple, avec des articulations très mobiles dans tous les sens. L'animal pouvait changer rapidement de direction, évitant ainsi des obstacles inopinés, ce qui est important en forêt. Les membres de *Meshippus* n'en différaient pas essentiellement, sauf par la réduction d'un doigt antérieur.

L'accroissement de la taille et le changement de l'environnement (remplacement de forêts par des prairies) ont induit une adaptation des organes locomoteurs spécialement visible entre *Meshippus* et *Merychippus*. Ces transformations accompa-

gnent logiquement les adaptations dentaires qui résultaient de la même cause : passage d'un biotope forestier à un biotope ouvert. Toutefois, elles ne se sont pas produites exactement en même temps, ni à la même vitesse : *Parahippus* (fig. 3.5) est déjà un animal de prairie par ses pattes alors que ses molaires brachyodontes l'ont fait classer parmi les animaux de forêt. La locomotion en terrain découvert demande d'autres qualités que la locomotion en forêt. La souplesse des pattes perd de son intérêt alors que la vitesse et l'endurance nécessaires pour échapper aux prédateurs jouent un rôle plus important. Il en résulte les adaptations suivantes :

- les membres tendent à fonctionner comme des pendules, oscillant seulement d'avant en arrière, et perdent leur mobilité latérale. Ce phénomène se traduit notamment par la fusion du radius et du cubitus et l'apparition d'une crête sur l'extrémité du métapode qui s'articule avec la première phalange ; cette crête "canalise" le mouvement dans le sens avant-arrière et limite la possibilité de mouvements latéraux,
- les pattes se redressent par rapport au sol et le coussinet plantaire disparaît. Grâce à

l'allongement de la première phalange du médium, l'animal se met sur la pointe de ce doigt. La surface de contact avec le sol diminue. Les doigts latéraux ne touchent plus terre que dans des conditions spéciales et finissent par disparaître. A la fin du Miocène, deux lignées évolutives deviennent monodactyles : celles de *Pliohippus* et de *Dinohippus* (dans les travaux modernes l'ancien genre *Pliohippus* est divisé en deux. Les deux sont monodactyles mais seul *Dinohippus* serait dans l'ascendance directe du Cheval).



Ane sauvage - *Equus africanus*

En nous basant sur les types de pieds et de dents, nous pouvons caractériser les différents genres de la façon suivante :

A. "*Hyracotherium*" : 4 doigts en avant, 3 doigts en arrière, coussinet plantaire très net, doigts latéraux mobiles de façon indépendante, molaires brachyodontes. Les membres et les dents sont adaptés à un milieu forestier.

B. *Mesohippus*, *Anchitherium*, *Hypohippus* : tridactyles avec des phalanges courtes, coussinet plantaire net, mouvements latéraux toujours possibles, molaires toujours brachyodontes, adaptées à une alimentation à base de feuilles.

C. *Merychippus* et *Hipparion* : tridactyles, allongement de la première phalange du doigt du milieu qui décolle le pied du sol, mobilité antéro-postérieure plus grande. Les trois doigts restent fonctionnels : les latéraux touchent parfois la terre et empêchent le pied de s'enfoncer en terrain mou ; ils renforcent une articulation encore mobile latéralement et soumise à des contraintes accrues du fait de l'allongement de la première phalange centrale : le soutien apporté par les doigts latéraux évite une hyperflexion dorsale. Le pied et les dents hypsodontes sont adaptés à la vie en plaine.

D. *Dinohippus* et *Equus* : monodactyles avec des premières phalanges très longues. Plusieurs muscles de la main et du pied se transforment en tendons et entrent dans la constitution d'un système à "ressort" comparable à un tremplin ; ce système épargne de l'énergie et augmente l'endurance en terrain dur.

A l'intérieur de ces quatre types existent de nombreuses variations : le type B augmente de taille au cours du temps ; les types C et D comprennent des formes grandes et petites, élancées et lourdes, éventuellement adaptées à des biotopes différents. Ainsi, l'un des Zèbres actuels qui vit dans les montagnes du Cap, présente des métapodes relativement courts et des sabots très étroits. Ces caractères sont connus chez d'autres animaux de montagne et passent pour de bonnes adaptations à l'escalade de reliefs escarpés. A l'opposé, tous les Hémionides ont des proportions corporelles bien adaptées à la course en terrain plat et découvert. Mais l'un d'entre eux, le Kiang, habite les hauts plateaux du Tibet, enneigés une partie de l'année : il a des sabots plus larges que les autres Hémionides. L'élargissement de la sole plantaire est bien sûr un atout lors des déplacements sur un sol meuble ; il suffit de penser aux raquettes que portent les Esquimaux.

Paléogéographie, répartition, migrations, extinctions

La répartition des Equidés sauvages est limitée aujourd'hui à l'Ancien Monde après avoir considérablement varié au cours du temps. L'évolution de la famille s'est faite essentiellement en Amérique du Nord d'où sont parties plusieurs vagues de migrations en direction de l'Eurasie et de l'Amérique du Sud.

Du fait de la fameuse "dérive des continents" d'A. Wegener, les rapports entre les plaques continentales ont changé au cours du temps : là où se trouvent des barrières aujourd'hui (montagnes, océans) le passage pouvait être libre autrefois, ou inversement.

À l'Eocène inférieur, il existait une liaison continentale entre l'Europe occidentale et l'Amérique du Nord, par le Groenland. De même que d'autres animaux, les Hippomorphes (Equidés, Pachynolophides et Palaeothéridés) se trouvaient alors à la fois en Amérique du Nord et en Europe occidentale. Peu de temps après, les deux continents se sont sans doute séparés car dès l'Eocène supérieur, il n'y a presque plus de similitudes entre leurs faunes. En Europe, évoluent les Pachynolophides et les Palaeothéridés, dont certains ont même développé des molaires assez hypsodontes. Ce parallélisme avec l'évolution des Equidés qui se fera plus tard en Amérique pourrait s'expliquer par une adaptation à un milieu semblable : ces animaux auraient déjà dû s'adapter à un régime alimentaire assez abrasif. Durant l'Oligocène, les Hippomorphes européens s'éteignent tous. La cause pourrait en être la concurrence avec les Artiodactyles, autres Ongulés herbivores (comme par exemple les Bovidés et les Cervidés actuels).



Cheval de Przewalski - *Equus przewalskii*

Jusqu'au Miocène, peu d'espèces d'Ongulés existent en Amérique du Nord. À partir de cette époque, on voit apparaître des animaux adaptés à la vie en plaine comme *Parahippus* et *Merychippus* (fig. 3.5, 3.6) et on assiste à une radiation des animaux de prairies. Il n'est pas rare de trouver alors dans un même site sept espèces d'Equidés appartenant à quatre genres. D'après des observations paléobotaniques, la radiation des Equidés coïnciderait avec une extension des herbages. La famille du cheval constitue alors le plus important groupe d'Ongulés d'Amérique du Nord.

C'est probablement par une liaison intercontinentale passagère près du détroit de Béring qu'*Anchitherium* (fig. 3.3) atteignit l'Eurasie au Miocène inférieur. Des restes de cet Equidé forestier ont été trouvés dans la plupart des sites eurasiatiques miocènes, mais jamais en grande quantité. Au Miocène supérieur ce furent les *Hipparion*, issus des *Merychippus* (fig. 3.7), qui migrèrent en Eurasie et en Afrique, en passant aussi par la région du détroit de Béring. Les *Hipparion* prirent une énorme place parmi les fossiles de l'Ancien Monde où, pendant 10 millions d'années environ, ils furent les Ongulés les plus abondants ; les paléontologues parlent d'ailleurs de "faunes à *Hipparion*".

Au Pliocène, les *Hipparion* s'éteignent en Eurasie. Cette disparition est souvent rapprochée de l'arrivée, il y a environ 2,5 millions d'années, d'un nouveau venu d'Amérique, *Equus* (fig. 3.9). Beaucoup d'*Hipparion* eurasiatiques semblent en effet appartenir à des faunes de steppe ; or *Equus* devait être encore mieux adapté à un tel milieu. L'extinction des *Hipparion* pourrait aussi résulter d'une augmentation éventuelle de la poussée des prédateurs (peut-être consécutive à l'apparition d'un nouveau Félin à dents de sabre, le *Megantereon*). L'*Hipparion* devait être une proie plus facile car moins endurante à la course que l'*Equus* : nous avons vu que le pied monodactyle d'*Equus* avec son système de "ressort" constitue un atout dont *Hipparion* est dépourvu. En outre, le développement des Bovidés en général, et des Bovinés en particulier, intervenu aussi à cette époque, a pu

être un autre facteur défavorable pour des raisons de concurrence. Enfin, la disparition des Hipparions pourrait aussi être en rapport avec la première détérioration climatique qui a précédé l'ère glaciaire quaternaire proprement dite.

Les choses ne se sont pas passées de la même façon en Afrique où *Equus* et *Hipparion* ont coexisté pendant plus d'un million d'années et demi. Des fossiles de ce genre se trouvent encore il y a 400.000 ans (Bed IV d'Olduvai, en Tanzanie), à l'époque où existait déjà l'*Homo erectus*. Ces *Hipparion* sont en général très grands et très hypsodontes, ce qui a pu favoriser leur survie. Il est possible aussi que le biotope africain ait toujours été plus riche en végétations diverses que l'Eurasie et par conséquent capable de nourrir à la fois des Bovidés, des *Equus* et des *Hipparion*. Les prédateurs y ont peut-être exercé une pression moindre. Enfin l'assèchement africain, équivalent de la glaciation eurasiatique, a pu favoriser les herbivores en favorisant le remplacement de forêts par des savanes.

Il nous reste à envisager une autre extinction massive quoique non totale: celle des *Equus* à la fin du Pléistocène. Il est en effet paradoxal que les chevaux aient été introduits en Amérique du Nord par C. Colomb et H. Cortès, alors que l'Amérique du Nord fut leur berceau et celui de toute leur famille. Il est également très étonnant de les voir presque disparaître des faunes européennes où ils étaient assez abondants durant tout le Pléistocène. Mais la disparition des *Equus* en Amérique comme en Europe s'inscrit ici dans un cadre plus vaste, celui des grandes extinctions qui ont accompagné et suivi la fin de la dernière époque glaciaire, il y a environ 10.000 ans. Ces extinctions touchent non seulement les *Equus* mais aussi les Mammouths, les Rhinocéros laineux, les Bisons, les *Megaceros* (grands cerfs des tourbières) et bien d'autres Mammifères encore. Il est probable que plus d'un facteur en soit responsable : intervention humaine,

appauvrissement en quantité et en variété de la végétation nécessaire à l'alimentation, remplacement des herbages par des forêts à cause du réchauffement accompagné d'une augmentation de l'humidité. Quoi qu'il en soit, les *Equus* africains (Zèbres et Anes sauvages) et une partie des *Equus* asiatiques et européens (Chevaux, Hémiones) furent épargnés. C'est à partir d'eux que l'homme a pu se livrer à divers essais de domestication, depuis 6.000 ans environ.

Bibliographie

- EISENMANN V., 1984. Sur quelques caractères adaptatifs du squelette d'*Equus* et leurs implications paléoécologiques. *Bull. Mus. natn. Hist. nat., Paris*, 4ème Série, 6, Section C, 2 : 185-195, 3 fig., 1 tabl.
- FRANZEN J.L., 1972. *Pseudopalaeotherium longirostris* n.g., n.sp. aus dem unterstampischen Kalkmergel von Ronzon (Frankreich). *Senckenberg. Lethaea*, 53(3) : 315-331.
- FRANZEN J.L., 1976. Die Fossilfundstelle Messel. *Naturwiss.*, 63 : 418-425.
- GAMBARYAN P.P., 1974. *How animals run ; anatomical adaptations*. Translated from Russian by H. Hardin. Halsted Press, John Wiley & Sons, New York, 367p., 217 fig., 37 tabl.
- MATTHEW W.D., 1926. The evolution of the horse. *Quarter. Rev. Biol.*, 1(2) : 139-185, 27 fig.
- OSBORN H.F., 1905. Origin and history of the horse. Address before the New York Farmers, Metropolitan Club, 16 p., 29 fig.
- PROTHERO D.R. & R.M. SCHOCH (eds), 1989. *The evolution of Perissodactyls*. Oxford Monographs on Geology and Geophysics n°15, 537 pp., fig., tabl.
- RENDERS E., 1984. The gait of *Hipparion* sp. from fossil footprints in Laetoli, Tanzania. *Nature*, 308(5955) : 179-181.
- SIMPSON G.C., 1951. *Horses*. Oxford Univ. Press. New York, 247 pp., 34 fig., 32 pl.
- SONDAAR P.Y., 1969. Some remarks on Horse evolution and classification. *Z. Säugetierk.*, 34 (5) : 307-311, 1 fig.
- SONDAAR P.Y. & V. EISENMANN, 1989. L'évolution de la famille du Cheval. A.V. Dienst., Institut voor Aardwetenschappen, Univ.Utrecht, 43 p., 17 fig., 3 tabl.